植物分类学报 38(3):231~235(2000)
Acta Phytotaxonomica Sinica

异叶苣苔属地上茎的生长式样及其系统发育意义

王印政
(中国科学院植物研究所 北京 100093)

The growth pattern of shoots in *Whytockia* (Gesneriaceae) with phylogenetic implications

WANG Yin-Zheng
(*Institute of Botany, the Chinese Academy of Sciences*, Beijing 100093)

Abstract The morphogenesis of shoots in *Whytockia* W.W.Smith was investigated in order to reveal its growth pattern. The shoot in *Whytockia* has lost apical growth, which is contrary to the present knowledge about its growth pattern. Its stem is in fact a lateral branch system formed by sprouting of lateral buds in axils of small leaves substituting for the thoroughly restrained phyllogens. The unbranched stem of the genus is due to the restrained state of axillary buds in axils of large leaves. This so-called simple stem is secondary in phylogeny rather than relict in Epithemateae. According to the revealed growth pattern of the shoot in *Whytockia*, the present paper discusses the phylogenetic relationships between *Whytockia* and *Loxonia*, *Monophyllaea* and *Rhynchoglossum* in Epithemateae.

Key words Growth pattern; Shoot; *Whytockia*; Epithemateae; Gesneriaceae

摘要 对异叶苣苔属植物地上茎形态发生过程的观察旨在揭示该属地上茎的生长式样。该研究发现异叶苣苔属植物地上茎的生长式样并不是以往所认为的简单顶端生长。该属植物的顶芽已完全受到抑制。其地上茎实际上是萌发于小型叶叶腋的侧芽替代顶芽生长所形成的各级侧枝系统,即合轴分枝系统。异叶苣苔属植物地上茎的不分枝情况是位于大型叶叶腋的腋芽受到抑制所致,纯粹是一种次生现象,并不是尖舌苣苔族植物原始祖先的孑遗性状。尖舌苣苔族其他属植物地上茎的生长式样并不均是从异叶苣苔属植物的生长式样演化而来。出蕊苣苔属和异叶苣苔属植物地上茎的生长式样可能来自同一个不太远的祖先,但已经向着不同的方向演化。独叶苣苔属植物复杂的圆锥状对花聚伞花序并非从异叶苣苔属地上茎上部,即生殖生长部分退化而来,乃幼态成熟的复化过程所致。尖舌苣苔属的总状花序可能更接近尖舌苣苔族的原始祖先类型。

关键词 生长式样;地上茎;异叶苣苔属;尖舌苣苔族;苦苣苔科

异叶苣苔属 *Whytockia* W.W. Smith 隶属于苦苣苔科 Gesneriaceae,尖舌苣苔族 Epithemateae。尖舌苣苔族植物地上茎的分枝式样十分多样化,是该族系统发育研究的重要内容。传统观点认为,异叶苣苔属植物是该族地上茎唯一还保持着永久顶端生长的类群。因此,该属被认为是尖舌苣苔族植物原始祖先类群的孑遗植物(Weber 1982)。作者近年来大量的野外观察发现,尽管异叶苣苔属植物的地上茎基本呈直立型,似乎是单轴分枝,但顶部则呈轻微的"之"字型,因此对上述传统认识提出疑问。本研究试图通过对异叶苣苔属植物地上茎芽的早期发育观察,揭示该属植物地上茎的生长式样,为尖舌苣苔族系统

1999-11-12 收稿,2000-03-06 收修改稿。
基金项目:国家自然科学基金(39770063, 39870056)。

发育研究提供依据。

1 材料和方法

河口异叶苣苔 *W. hekouensis* Y. Z. Wang 和白花异叶苣苔 *W. tsiangiana* (Hand.-Mazz.) A. Weber 不同时期的地上茎芽分别采自云南河口和贵州江口梵净山,并用 FAA 固定和长期保存。凭证标本分别是 93088 和 94001(PE)。实验材料从 FAA 中转入 50%乙醇中,经分级脱水至 95% 乙醇,然后在解剖镜下剥去多余部分,再经 100% 乙醇、乙酸乙戊酯脱水,CO_2临界点干燥,上样台和喷金后,在扫描电镜下观察照相。

2 观察结果

异叶苣苔属植物地上茎直立或下部匍匐上部渐升,通常不分枝。对生叶极不相等,分别称大型叶和小型叶。假总状的无苞片对花聚伞花序 (pair-flowered cyme, 见 Weber 1982) 着生于茎上部大型叶的叶腋。

河口异叶苣苔营养生长时期,茎顶部仅有一对极不等大的幼叶,即大型叶和小型叶,没有顶端生长所具有的生长锥 (图版Ⅰ: 1)。两片幼叶上均着生许多头部为 4-细胞或 2-细胞的腺毛和少量单列细胞毛,茎尖除两片幼叶之外没有任何结构 (图版Ⅰ: 2)。值得注意的是,该对幼叶着生在下面一对叶的小型叶的基部 (图版Ⅰ: 1,2)。每株植物从茎顶部第三对叶的大型叶的叶腋开始生出一个腋芽 。该腋芽生出后便不再继续生长,处于被抑制状态。该腋芽也是由两片还没有分化的幼叶组成,没有顶端分生组织 (图版Ⅰ: 3)。当进入生殖生长阶段时,营养生长受到抑制,生于大型叶叶腋的花序迅速超过位于小型叶叶腋的营养芽的生长,呈假顶生状态 (图版Ⅰ: 4)。

白花异叶苣苔营养生长阶段,茎顶部也是仅有一对极不等大的幼叶。一对还没有分化的叶原基从小型叶的基部生出(图版Ⅰ: 5)。两片幼叶也是着生在下面一对叶中小型叶的基部,幼叶之间除一对还没有分化的叶原基之外没有任何结构(图版Ⅰ: 6)。被抑制腋芽也生于第三对叶中的大型叶叶腋(图版Ⅰ: 6)。

3 讨 论

尖舌苣苔族其它属的植物几乎不存在顶端生长,甚至一些属的地上茎极度退化或消失,而花序则呈复杂的圆锥状对花聚伞花序,蝎尾状对花聚伞花序和总状花序。Weber (1976)提出异叶苣苔属植物地上茎还保持着顶端生长,并被人们所接受。他主要是根据对一些干标本的观察, 这些标本几乎都是仅有一个主茎,不分枝,似乎行单轴生长,茎上部腋生简单的假总状无苞片对花聚伞花序。由此,Weber(1978,1977,1976)进一步提出尖舌苣苔族其他属植物的生长式样均是从异叶苣苔属植物的生长式样演化而来。这一演化过程分三步完成,即:(1)异叶苣苔属植物地上茎首先失去顶端生长;(2)其地上茎的生殖部分,也就是从着生第一个花序到茎的顶端整个上部转化为一个复合花序;(3)其地上茎生殖部分的对生叶进一步退化为复合花序的苞片,并且节间极度缩短。伴随上述演化过程,地上茎的营养部分也向着不同方向演化,在一些类群中极度退化或消失,在另一些类群里则反复分枝,重复上述复合花序的生成过程。这是一个十分大胆的推演过程。然而,

根据形态发生过程的观察，异叶苣苔属植物的顶芽已经完全受到抑制。该属的地上茎实际上是萌发于小型叶叶腋的侧芽替代顶芽生长所形成的各级侧枝系统，即合轴分枝系统(图 1:a)。Weber 的这一推演过程显然是建立在错误的或不完全的观察基础之上。

在野生状况下，异叶苣苔属植物的地上茎的确是通常不分枝，在干标本上也没有发现分枝情况。然而，在栽培条件下，分枝十分普遍，并且多发生于大型叶的叶腋。尽管在野生状态下没有分枝枝条发出，但从茎芽的形态发生过程来看，地上茎第三对叶以下每一节的大型叶叶腋均存在一个被抑制的腋芽。这些腋芽只是在栽培条件下被重新激活从而萌发出枝条。由此看来，异叶苣苔属地上茎在野生状况下的不分枝纯粹是一种次生现象，并不是尖舌苣苔族植物原始祖先的孑遗性状。

根据所假定的演化过程，Weber(1977)提出出蕊苣苔属 *Loxonia* 植物地上茎的生长式样直接从异叶苣苔属演化而来。他将出蕊苣苔属植物地上茎的每一节看成是异叶苣苔属植物整个地上茎的缩影。出蕊苣苔属植物分布于南太平洋岛屿，同仅分布于我国大陆及台湾岛的异叶苣苔属呈间断分布。两属的地上茎形态相似，均是“之”字型分枝而且对生叶极不相等 (图 1:a, b)。但十分具有启发意义的是，异叶苣苔属植物的花序和被抑制腋芽仅着生于大型叶的叶腋，而出蕊苣苔属植物的花序则仅着生于小型叶的叶腋 (图 1:a, b)。显然，二者可能来自同一个不太远的祖先，但已经向着不同的方向演化。

独叶苣苔属 *Monophyllaea* 和异叶苣苔属尽管营养部分差异极大，但花部特征十分相似。独叶苣苔属植物地上部分仅有一胚性叶片和着生在其基部并具有苞片的圆锥状对花聚伞花序 (图 1:c)。Weber (1982, 1976) 认为该属的植物体通过三个环节直接从异叶苣苔属演化而来，即：(1)不对称胚性叶的进一步加强使大型胚性叶宿存并极端化发育；(2)节间极度缩短；(3)营养叶退化成苞片。独叶苣苔属植物的生长习性显然是幼态成熟过程的典型代表。幼态成熟过程往往是个体发育前期过程的省略或者控制基因的不表达，从而使后期性状提前产生。这一过程往往使提前产生的后期性状复化，也就是说，植物体一部分器官的简化往往伴随着其他器官的复杂化 (Stebbins 1974)。在异叶苣苔属中，地上部分比较退化呈匍匐状的紫花异叶苣苔 *W. purpurascens* 也偶然有花序分枝的情况。由此看来，独叶苣苔属花序的复杂化与上述“转化”假定并无相关之处，乃幼态成熟的复化过程所致。

尖舌苣苔属 *Rynchoglossum* 是尖舌苣苔族中唯一具有总状花序的类群，并具有花苞片(其他属仅有花序苞片)，但花仅着生在花序轴的一侧 (腹部)(图 1:d)。Weber (1988, 1978) 认为这一总状花序也是从异叶苣苔属直接演化而来。在演化过程中，其对生叶不仅转化为苞片，而且其中不着生花序的小型叶完全退化。并且，再进一步通过每一个花序退化为一朵花，异叶苣苔属植物的整个生殖部分完全转化成一个具有花苞片的总状花序。Weber 这一推论所根据的唯一线索就是异叶苣苔属地上茎所谓的“顶端生长”和尖舌苣苔属植物的无限花序。这一错误推论不仅在于前提的错误，而且也在于对这一无限花序的实质知之较少。近来对该属花序的个体发育研究揭示出尖舌苣苔属的花序乃是变形的总状花序。其早期发育仍然保持着六列花螺旋着生的痕迹。分生组织的形变和位偏导致花仅着生在花序轴的腹部。尖舌苣苔属仅具偏于腹面一侧二列花的变形总状花序来自六列花螺旋着生于花序轴上的典型总状花序(Wang *et al*. 1997)。显然，无论在形态上还是个

体发育方面,没有任何迹象能够说明尖舌苣苔属的总状花序来自异叶苣苔属植物地上茎的整个上部,即生殖生长部分的退化。相反,尖舌苣苔属的总状花序可能更接近尖舌苣苔族的原始祖先类型。

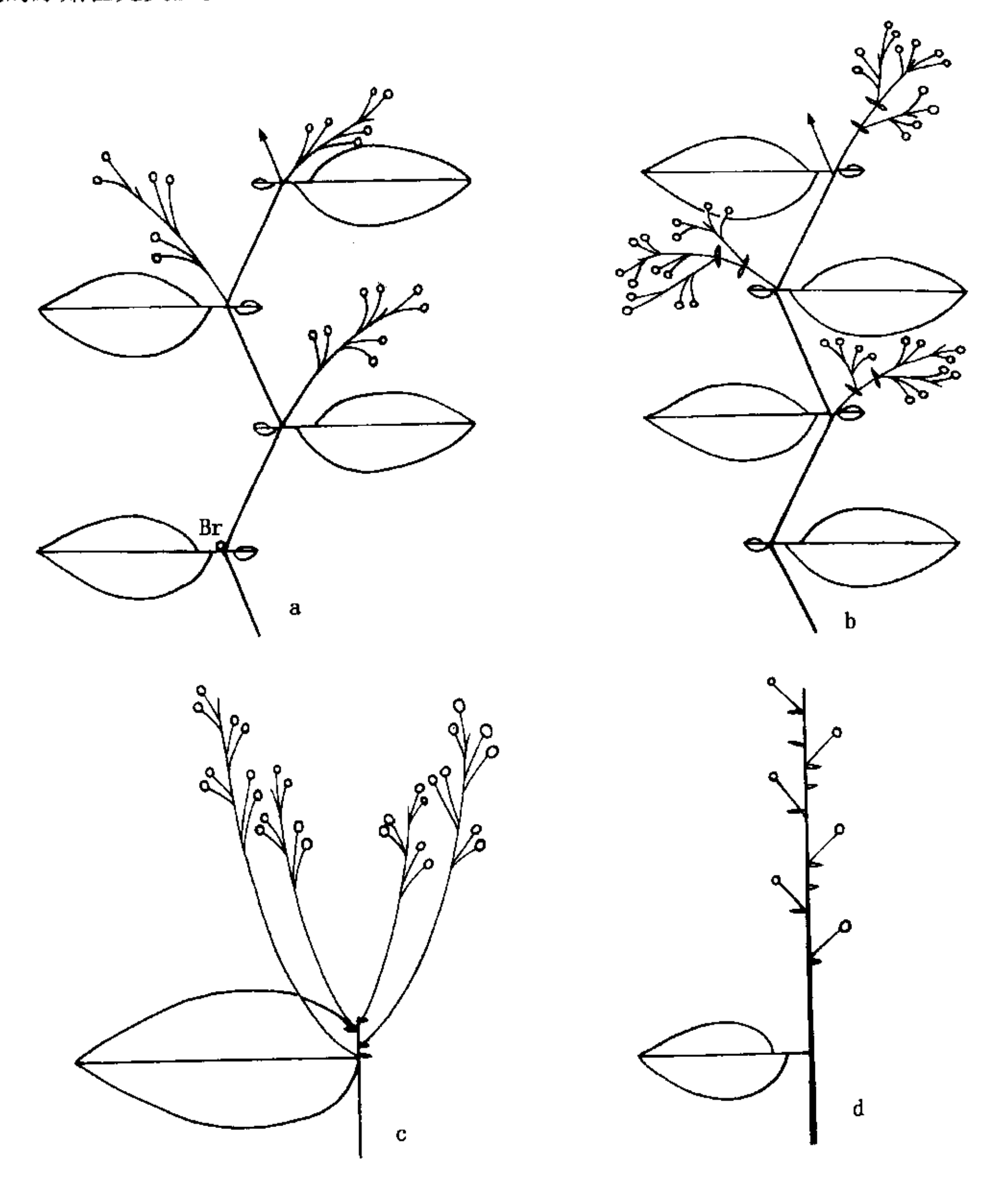


图1 地上茎结构和生长式样(Br: 被抑制腋芽)
a. 异叶苣苔属; b. 出蕊苣苔属(仿自 Weber, 1977);c. 独叶苣苔属(仿自 Weber 1976);d. 尖舌苣苔属
Fig.1 Structure and growth pattern of shoots(Br: Restrained bud)
a. *Whytockia*; *b*. *Loxonia* (modified from Weber, 1977); c. *Monophyllaea* (modified from Weber 1976); d. *Rhynchoglossum*.

参 考 文 献

Stebbins G L, 1974. Flowering Plants: Evolution above the Species Level. Cambridge: Harvard Univ. Press
Wang Y-Z(王印政), Gao Z-M(高致明), Liang H-X(梁汉兴), Wu Z-Y(吴征镒), 1997. Floral morphogenesis of *Rhynchoglossum omeiense* (Gesneriaceae) and its phylogenetic implication. Acta Bot Yunnan, 19 (3): 265 ~

270

Weber A, 1976. Beitrage zur morphologie und Systematik der Klugieae und Loxonieae (Gesneriaceae). Ⅲ. *Whytockia* als morphologische und phylogenetische Ausgangsform von *Monophllaea*. Beitr Biol Pflanzen, 52:183 ~ 205

Weber A, 1977. Beitrage zur morphologie und Systematik der Klugieae und Loxonieae (Gesneriaceae). Ⅵ. Morphologie und Verwandtschaftsbeziehungen von *Loxonia* und *Stauranthera*. Flora, 166:153 ~ 175

Weber A, 1978. Beitrage zur morphologie und Systematik der Klugieae und Loxonieae (Gesneriaceae). Ⅶ. Spross-, Infloreszenz- und Blutenbau von Rhynchoglossum. Bot Jahrb Syst, 99:1 ~ 47

Weber A, 1982. Contributions to the morphology and systematics of Klugieae and Loxonieae (Gesneriaceae). Ⅸ. The genus *Whytockia*. Notes R. Bot Gard Edinb, 40(2):359 ~ 367

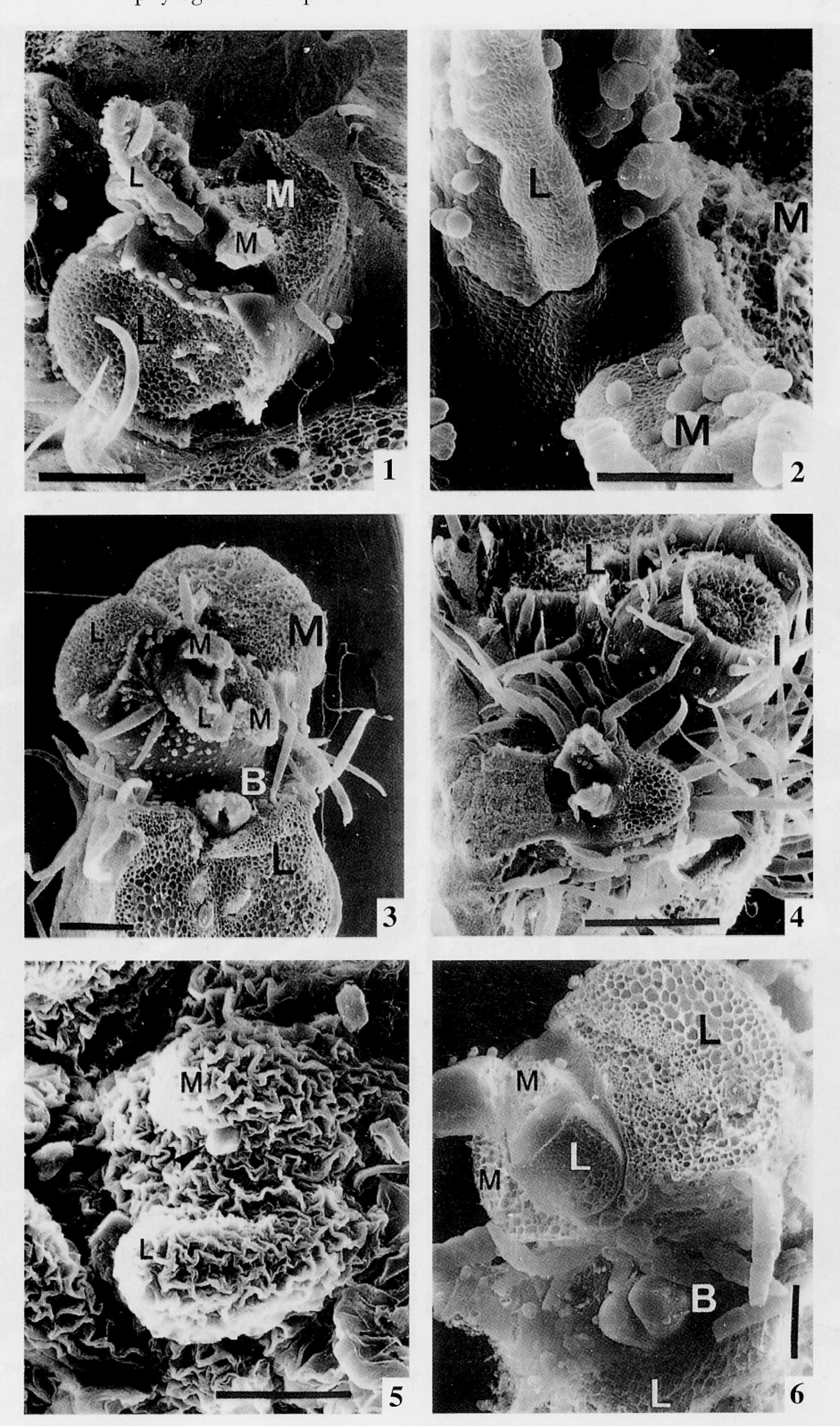
Weber A, 1988. Contributions to the morphology and systematics of Klugieae-Loxonieae (Gesneriaceae). Ⅹ. Development, interpretation, and phylogeny of the inflorescence of *Epithema*. Beitr Biol Pflanzen, 63(1988):431 ~ 451

图版说明 Explanation of plate

图版Ⅰ 地上茎芽的形态发生 B. 被抑制腋芽；I. 花序；L. 大型叶；M. 小型叶.
1 ~ 4. 河口异叶苣苔 1. 地上茎幼芽,示茎顶端的两片幼叶（比例尺 = 395 μm）；2. 两片幼叶的基部,示两片幼叶之间的茎尖没有任何结构（比例尺 = 120 μm）；3. 地上茎幼芽,示着生在第三片大型叶叶腋的被抑制腋芽（B）（比例尺 = 435 μm）；4. 进入生殖生长时期的地上茎幼芽,示着生在第三片大型叶叶腋的花序（I）（比例尺 = 600 μm）. 5 ~ 6. 白花异叶苣苔 5. 较早时期的地上茎幼芽,示未分化的叶原基着生在茎顶端两片幼叶中小型叶的基部(箭头)（比例尺 = 120 μm）；6. 较晚时期的地上茎幼芽（比例尺 = 174 μm）。

Plate Ⅰ Morphogenesis of the shoot: B. restrained axillary bud; I. inflorescence; L. large leaf; M. small leaf. 1 ~ 4. *W. hekouensis* 1. Young shoot, showing two young opposite leaves (large leaf and small leaf) on the apex of stem (scale bar = 395 μm); 2. Base of the two young leaves, showing no structure between them (scale bar = 120 μm); 3. Young shoot, showing restrained axillary bud (B) in axil of the third large leaf (scale bar = 435 μm); 4. Young shoot during reproductive period, showing inflorescence (I) in axil of the third large leaf (scale bar = 600 μm). 5 ~ 6. *W. tsiangiana* 5. Young shoot in early developmental stage, showing initiative bud (arrow head) at base of the small leaf (scale bar = 120 μm); 6. Young shoot slightly late to Plate Ⅰ: 5 (scale bar = 174 μm).

（责任编辑 白羽红）


L
M
M
L
1
L
M
M
2
L
M
M
L
M
L
M
B
L
3
L
I
4
M
L
5
L
M
L
M
B
L
6